Bot
K

Bot.
K

HUNDERT JAHRE TRADESCANTIA

VON

ERNST KÜSTER
GIESSEN

MIT 7 ABBILDUNGEN IM TEXT

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

361731
3.2.39

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA
1 9 3 3

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Vorwort.

Die nachfolgenden Seiten wiederholen mit geringen Veränderungen und Ergänzungen einen für das Gießener Zytologische Colloquium bestimmten Vortrag, mit dem ich auf die Rolle hinzuweisen die Absicht hatte, die die Zellen der Tradescantia, vornehmlich die ihrer Staminalhaare, in der Zytologie und im zytologischen Laboratorium spielen.

Wer die mit dem genannten Objekte sich befassende Literatur kennt, wird nicht erwarten, eine erschöpfende Diskussion aller mit Tradescantia sich beschäftigenden Arbeiten in dem vorliegenden bescheidenen Hefte zu finden. Meine Absicht ging lediglich dahin, meine Hörer durch einen Hinweis auf die verschiedenen Fragen, zu deren Lösung man unser Objekt herangezogen hat, für seine selten vielseitige Verwendbarkeit zu interessieren. Im allgemeinen bin ich auf die neue und neueste Literatur mit zahlreicheren Hinweisen eingegangen, als auf Arbeiten der vorigen und vorletzten Forschergeneration; andererseits glaubte ich, mein Büchlein um des historischen Interesses willen mit einigen von älteren Autoren stammenden Abbildungen ausstatten zu sollen, obwohl bei allen Zytologen Bekanntschaft mit ihnen vorausgesetzt werden darf.

Auf Beobachtungen, über die hier zum erstenmal in Kürze Mitteilung gemacht wird, ausführlicher zurückzukommen, wird sich später Gelegenheit bieten. —

Herrn Dr. Gustav Fischer spreche ich für seine der vorliegenden Arbeit geschenkte Anteilnahme und für die gute Ausstattung, die er dem Büchlein gegeben hat, meinen herzlichsten Dank aus.

Gießen, Botanisches Institut,
Oktober 1933. Küster.

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/hundertjahretrad00kste

Die Erkenntnis, daß der Pflanzenkörper aus kleinen Kammern besteht, stammt von HOOKE, einem englischen Physiker, Mathematiker und Architekten, der am Flaschenkork eine feine Kammerung und mit ihr die Zellen der Pflanzen entdeckte (1667), — und von MALPIGHI, der die allgemeine Verbreitung des Kammerbaues für die Pflanzen nachwies und die Mannigfaltigkeit der Zellen ihrer Gewebe und Organe erkannte (1675—1679).

Es währte lange, bis auf den von MALPIGHI gelegten Fundamenten weiter gebaut wurde. Selbst die Fortschritte, die der Beginn des 19. Jahrhunderts brachte — der fruchtbare Vergleich der Zellen höherer Pflanzen mit dem Körper der Einzeller und die ersten Beobachtungen über die Vermehrung der Zellen durch Teilung —, ändern nichts daran, daß alles, was zu jenen Zeiten über die Zelle erkannt und mitgeteilt wurde, mehr die Anfangsgründe einer Gewebelehre als die Grundlagen einer Zytologie oder Zellenlehre bedeutete; man hatte die Zelle als Bestandteil und Element der Gewebe erkannt, ohne die Eigenschaften der Zelle selbst als Forschungsaufgabe in Angriff nehmen zu können.

In Bau und Wesen der Zelle, der lebendigen Pflanzenzelle einen Einblick zu gewinnen, blieb ROBERT BROWN vorbehalten, der 1833 in den Zellen verschiedenster Pflanzenarten eine „Areola" oder ein Nucleus entdeckte und damit zum Begründer der eigentlichen Zellenlehre wurde. Dieselben Gewächse, die wir heute zum Studium des Zellenkernes und überhaupt des lebendigen Zelleninhaltes für besonders geeignet halten — Liliaceen, Iridaceen, Commelinaceen —, waren bereits BROWNS bevorzugte Objekte. Vor allem interessiert uns, daß BROWN es war, der die Aufmerksamkeit auf ein den Bedürfnissen des Zellenforschers erstaunlich weit und vielseitig entgegenkommendes Objekt lenkte, auf die durch ihn berühmt und seit seinen Untersuchungen nie mehr entbehrlich gewordenen Haare, mit welchen die Staubfäden der Tradescantia

virginica bedeckt sind: lange, großzellige, blaue Zellenreihen, die seit BROWN in der Zellenforschung eine einzig dastehende Rolle spielen. Eine solche wäre ihnen und überhaupt den Zellen der Commelinaceen, zu welchen die Gattung Tradescantia gehört, nicht beschieden gewesen, wenn ihre Zellen nicht über alle möglichen Fragen dem Zytologen Auskunft zu geben sich als tauglich erwiesen hätten. Solche Eignung erkannte auch BROWN bereits an ihnen; er fand in den Zellen der Staubfadenhaare nicht nur den Zellkern, sondern schenkte auch dem Protoplasma seine Aufmerksamkeit, dessen körnige Masse er im Lumen der Zellen den Kern umschließen sah, und dessen Bewegungen in Strömchen und Strängen er beschreibt; schließlich fiel ihm noch die eigenartige Zeichnung auf, die der Membran ihre zarten Kutikularfalten geben. Die Staubfadenhaare der Tradescantia sind — sagt BROWN — „one of the most interesting microscopic objects with which I am acquainted", und die Zellenforscher von heute werden einräumen, daß selbst nach einer hundertjährigen Forschertätigkeit die Tradescantia-Haare uns immer noch neue Fragen stellen und einen gangbaren Weg zu ihrer Beantwortung weisen.

Hundert Jahre Zellenforschung liegen hinter uns, — das sind hundert Jahre Tradescantia; es gibt kaum ein zweites Objekt, das für die Erforschung der Pflanzenzelle so viel Anregung geboten, und so viel Hilfsmittel gewährt hat und mit so vielen Fragen der Zellenforschung so fest verbunden ist wie die Staubfadenhaare der Tradescantia; man hätte ein großes Kapitel der Zellenlehre und kein geringes Stück Geschichte der Zellenforschung geschrieben, wenn man über alles berichtet hätte, was die Zellen der Tradescantia den Forschern schon gezeigt haben.

Die Erinnerung daran, daß vor hundert Jahren ein Objekt von solcher einzigartiger Bedeutung zum erstenmal vor die Augen eines Botanikers kam, gibt uns Veranlassung, unsere heutige Vortragsstunde einem Jubiläum der Zellenforschung zu widmen, dessen Bedeutung die nachfolgenden Ausführungen rechtfertigen möge.

* * *

Die Haare, welche die Filamente der Tradescantia virginica tragen, bestehen zumeist aus 18—25 perlschnurartig miteinander verbundenen großen Zellen. Das Wachstum der Haare ist apikal; ob Weiss' Angabe (1867), daß auch interkalare Teilungen vorkommen, zutreffend ist, muß zweifelhaft bleiben. Die jüngsten Zellen an der Spitze der Haare sind kugelig oder eiförmig oder bereits zwei- oder dreimal so lang wie breit; ihre Länge steigt jedoch von oben nach unten keineswegs mit der Regelmäßigkeit an, die man bei gleichmäßigem Wachstum der Zellen zu erwarten hätte. Die untersten ältesten Zellen der Haare sind lang zylindrisch und sechs- bis achtmal so lang wie breit; am basalen Pole sind sie oft merklich breiter als am apikalen. Noch in den letzten Stunden ihres Lebens nehmen die Zellen der Haare an Größe stark zu (Messungen am Vorabend des Erblühens, am Morgen und am Mittag des nachfolgenden Tages); Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln zeigt, daß die Größenzunahme auf Wachstum und zugleich auf Schwellung zurückzuführen ist.

Verzweigte Haare fand ich nur selten; Pringsheim (1879) hat ein solches abgebildet; Hirsch (1899) scheint sie öfter zu Gesicht bekommen zu haben und spricht auch von wiederholter und von wirtelähnlicher Verzweigung.

Ebensolche Haare wie Tradescantia virginica tragen auch andere Arten derselben Gattung und die Angehörigen anderer Commelinaceengattungen auf ihren Filamenten. Tinantia fugax trägt an diesen ähnliche, aber mannigfaltig gestaltete, gelb oder violett gefärbte Rosenkranzhaare; wir werden auch auf sie bei Gelegenheit zurückkommen. Die farblosen Haare der Rhoeo discolor stehen wie die der Tinantia dem Mikroskopiker gewöhnlich nur in geringerer Menge zur Verfügung wie die von Tradescantia virginica; auch sind sie nicht so plasmareich und werden nicht so lang wie diese. Sie enden oft mit einem quergestellten Zellenpaar oder einer aus zwei solchen Paaren gebildeten Vierergruppe oder mit traubenähnlichen Zellanhäufungen.

Wir wollen im folgenden versuchen, uns einen Überblick über die wichtigsten Fragen zu verschaffen, auf welche die Autoren durch

Untersuchung der Tradescantia-Zellen eine Antwort zu finden sich bemüht haben, und den Fortschritt in der Erkenntnis von Protoplasma und Zellenkern und Zellenleben an den Forschungen zu beurteilen, die an Tradescantia angestellt worden sind. —

Dem Protoplasma der Tradescantia-Haarzellen hat zuerst HOFMEISTER eine eingehende Untersuchung geschenkt (1867, 36ff.).

Jedes Staminalhaar, dessen Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist, gibt über Werden und Wandlung des Protoplasmaleibes hervorragend lehrreiche Auskunft. Wir folgen der Beschreibung, die HOFMEISTER für die Haare der T. virginica und T. procumbens gegeben hat; in den jungen, noch farblosen Haarzellen findet er einen mächtigen stärkereichen Wandbelag und eine sphärische Vakuole; später schwellen die Zellen tonnenähnlich an, ihr Zellsaft färbt sich blau und zugleich werden in bandförmigen Anhäufungen des Plasmas strömende Bewegungen sichtbar. Von den Bändern aus entwickeln sich faden- oder bandförmige, einfache oder verästelte Plasmastränge, die den Zellsaftraum in allen Richtungen, vorzugsweise in der der Zellenlängsachse durchziehen.

An den Plasmasträngen hat HOFMEISTER eine Reihe wichtiger Beobachtungen gemacht. Er verfolgte den ständigen Wechsel, dem die Plasmakonfiguration unterworfen ist: „Vorhandene Protoplasmastränge werden an irgendeiner Stelle dünner, reißen durch, die Stücken werden in den Wandbeleg oder in andere Stränge eingezogen. Es treten neue Stränge aus dem Wandbelege oder neue Zweige von Strängen aus schon vorhandenen hervor. Schwachdivergierende Gabelungen eines Stranges verschmelzen auf weite Strecken, indem in ihnen die Masse des Protoplasmas beträchtlich sich anhäuft. Zwei stark konvergierende oder parallele Stränge gleicher oder entgegengesetzter Stromrichtung nähern sich mehr und mehr und verschmelzen endlich zu einem einzigen.“ Es ist eine überaus reizvolle Aufgabe, diesem Werden und Vergehen der Plasmagebilde zu folgen, die Verschiebung der Stränge im Zellsaftraum zu beobachten, die segelartigen Lamellen, die zwischen benachbarten Fäden sich spannen, heranwachsen oder schwinden

zu sehen. Das Protoplasma der Tradescantia-Zellen ist klar, aber mit sehr zahlreichen feinsten Granulis beladen; HOFMEISTER nennt es „fast homogen, kaum grumos".

Die Bewegung der Granula ist im strömenden Protoplasma der Tradescantia-Zellen mühelos zu verfolgen; von HOFMEISTER und VELTEN (1873) bis HEIDENHAIN (1897) und in die neueste Zeit hat das Phänomen der Körnchenströmung beim Studium tierischer und pflanzlicher Zellen immer wieder Rätsel und Zweifel gebracht; man hat an den Strängen, deren Granula in entgegengesetzter Richtung strömen, die indifferenten Zonen zwischen den bewegten vermißt, man hat Granula gesehen oder zu sehen geglaubt, die gegen den Strom sich vorwärts bewegen, und solche, die sich gegenseitig überholen u. a. m. Alle solche Beobachtungen lassen sich an unserem Tradescantia-Material jederzeit leicht bestätigen. Einige von ihnen finden ihre Erklärung darin, daß benachbarte Teile eines Stranges ungleich schnell strömen können, wie sich besonders überzeugend aus der vorübergehenden Bildung der mit der Strömung vorwärtsgleitenden Verdickungen der Stränge erschließen läßt; auch wird damit zu rechnen sein, daß bei der Zirkulation einzelne Teile des Protoplasmas eine kürzere oder längere Strecke zurückströmen können, wie es für die „Glitschbewegung" wiederholt beschrieben worden ist.

Gut geeignet dürften unsere Tradescantia-Zellen und ihre mächtigen Protoplasmaströme zur Untersuchung der Erscheinung sein, daß wir oftmals Granula nicht inmitten der Plasmamasse vorwärts eilen, sondern auf deren Oberfläche transportiert werden und statt kleiner Granula in derselben Weise namentlich in jugendlichen Tradescantia-Zellen sehr oft ansehnlich große Stärkekörnchen ihren Weg zurücklegen sehen. Es ist nicht anzunehmen, daß diese als beträchtlich hohe Höcker am Plasmastrang entlang gleitenden Körper noch von einer dünnen Schicht flüssigen Plasmas dauernd umgeben sind; mehr hat die Annahme für sich, daß die über solchen Einschlüssen liegende Protoplasmaschicht um so leichter zerreißen kann, je näher jene Körper an die Oberfläche des

Plasmastranges geraten, und daß die Kapillarität das Plasma zwingt, das bisher von ihm umschlossene offenbar nur unvollkommen benetzbare Granulum bloßzulegen.

Gleichzeitig mit HOFMEISTER haben sich NÄGELI & SCHWENDENER (1867) sehr eingehend mit den Strömungserscheinungen und insbesondere mit den Bewegungen der Granula des strömenden Protoplasmas beschäftigt; sie kommen zu dem Schluß, daß alle Granula der Tradescantia-Plasmastränge, zum mindesten die weitaus größere Zahl von ihnen, an deren Oberfläche liegen, der Oberfläche des Fadens adhärieren und sich darauf fortbewegen „wie ein Seiltänzer auf seinem Seil" (a. a. O. 396). Die Vorstellung, die sich NÄGELI & SCHWENDENER vom Bau der Plasmastränge machen, kommt in Fig. 1 zum Ausdruck. Die beiden Autoren erwägen, ob nicht die Bewegungen der Granula die Wirkung von Kräften ist, die in den Körnchen selbst ihren Sitz haben. Wenn sich auch NÄGELI & SCHWENDENER mit ihren Mitteilungen über die oberflächlich haftenden Granula vornehmlich gegen Auffassungen von den Plasmabewegungen wenden, die heute keinen Verteidiger mehr finden können, so weisen doch ihre Mitteilungen auf Fragen hin, die auch heute noch nicht abgetan und geklärt sind, und für deren erneute Prüfung die Tradescantia-Zellen sich besonders empfehlen. Wenn man neuerdings daran erinnert hat, daß die Bewegung der Granula nicht ausschließlich und in allen Fällen als Wirkung des Strömens und Fließens anzusprechen ist, sondern daß auch die BROWNsche Molekularbewegung in Rechnung zu stellen ist (vgl. NEUMANN 1924 und namentlich MARTENS & CHAMBERS 1932), so nähert man sich den von NÄGELI & SCHWENDENER vorgetragenen Gedankengängen.

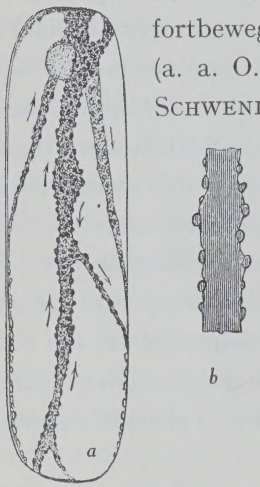


Fig. 1. Plasmastränge im Staubfadenhaar der Tradescantia virginica (*a*); bei *b* ist das Stück eines Stranges dargestellt, und sind die seiner Oberfläche anliegenden Granula sichtbar. — Nach NÄGELI & SCHWENDENER.

Auf HOFMEISTER (1867, 38) haben wir wiederum Bezug zu nehmen, wenn von der Richtung der Strömung und ihrer rhythmischen Umkehrung zu sprechen ist. HOFMEISTER stellte fest, daß in den Zellen der Tradescantia die Strömungsrichtung 10—15 Minuten beibehalten wird, daß dann die Strömung sich verlangsamt, für einige Sekunden oder Minuten stockt und hiernach in entgegengesetzter Richtung langsam wieder in Gang kommt, wobei die neue Bewegung sich nach rückwärts fortpflanzt.

Wie viele Einzelheiten über die Strömungen des Tradescantia-Protoplasmas schon beobachtet und mitgeteilt sein mögen, so sind die Grundlagen des Phänomens noch umstritten. Selbst über die Vorfrage, ob das in Bewegung befindliche Protoplasma flüssig oder fest ist, besteht keine Einigkeit: die einen sprechen von flüssigem und fließendem Protoplasma, andere nur von „sogenannten" Strömungen oder lehnen vollends (SCARTH 1927) die Flüssigkeitsnatur des Protoplasmas ab. Manche neuen Erkenntnisse der physikalischen Chemie scheinen zwar die Annahme zu stützen, daß lebendiges Protoplasma seinen Aggregatzustand ändern, von einer Flüssigkeit zu einer festen Masse werden und sich von neuem verflüssigen kann; gleichwohl dürfte das Phänomen der Plasmaströmungen ebenso wie das der ihnen wesensähnlichen Glitsch- und Amöbenbewegungen nach wie vor am besten mit Hilfe derjenigen Erscheinungen zu erklären sein, die wir an der Oberfläche von Flüssigkeiten wahrnehmen (NÄGELI & SCHWENDENER 1867, 399). —

Zur Behandlung der Fragen nach der Feinstruktur des Protoplasmas, welchen in der nächsten Zukunft wohl noch manche Bemühungen der Zellenforscher gelten werden, scheint Tradescantia noch nicht herangezogen worden zu sein; da es gelingt, ihr Protoplasma nackt und extrazellulär zu beobachten (s. u. S. 9), ist dieses voraussichtlich auch für Feinstrukturstudien besonders tauglich.

Vielleicht ist die Annahme, daß in dem Protoplasma fadenförmige Moleküle und Bündel von solchen auftreten (SEIFRIZ 1931),

geeignet, Licht auf manche heute noch ungeklärte Erscheinung, auch auf die der Plasmaströmungen, fallen zu lassen. —

Die Physiologie der Plasmaströmung — ihre Abhängigkeit von Sauerstoff, Kohlensäure und anderen Gasen usw. — ist an Tradescantia-Haarzellen wiederholt untersucht worden (DEMOOR 1895, SAMASSA, 1898 u. a.). DEMOOR folgerte, daß der Kern und seine Tätigkeit nicht in dem Maße vom Sauerstoff abhängig seien, wie das Protoplasma. —

Von den Hilfsmitteln, die der heutigen Zellenforschung zur Ermittelung der physikalischen Eigenschaften des lebendigen Zelleninhaltes zur Verfügung stehen, möchte ich hier zwei erwähnen — den Mikromanipulator und die osmotischen oder plasmolytischen Untersuchungsmethoden.

Die von SCHOUTEN, BARBER, PÉTERFI und CHAMBERS ersonnenen und verbesserten Apparate, die wir als Mikromanipulatoren bezeichnen, gestatten es, mit feinsten gläsernen Instrumenten in den Inhalt der lebendigen Pflanzenzelle zu greifen und das, was wir unter dem Mikroskop zu sehen gewohnt sind, zugleich zu betasten und uns auf diese Weise neue Erkenntnisse vom Bau der Pflanzenzelle zu verschaffen. Selbstverständlich haben die großen, widerstandsfähigen, plasmareichen Zellen der Tradescantia-Haare hervorragend geeignete Objekte der Mikromanipulator-Technik geliefert. Nach SCARTH (1927) und WADA (1930, 1932, 1933) haben namentlich MARTENS & CHAMBERS (1932) Operationen an jenen ausgeführt; sie haben feinste Nadeln in die Zelle eingeführt, Veränderungen der Plasmakonfiguration rings um die Nadel sich vollziehen und an der von dem Operationsinstrument noch verschlossenen Wunde ein kleines Coagulum entstehen sehen; die Bewegung des Protoplasmas bleibt unverändert; „le protoplasme vivant ne paraît aucunement gêné par l'introduction du corps étranger" (a. a. O. 132). Wird die Operationsnadel aus der Wunde gezogen, so tritt Zellsaft aus; der Turgor sinkt, die Protoplasmabewegung bleibt stehen, die Zelle stirbt; der Kern wird stark körnig oder verfällt einer vakuoligen Degeneration; — mit einer solchen scheinen die von MARTENS &

Chambers (1932) beschriebenen und abgebildeten Hydratationsvorgänge identisch zu sein.

Die Widerstandsfähigkeit des Tradescantia-Protoplasmas macht Versuche aussichtsvoll, aus den Zellen der Staminalhaare lebendiges Protoplasma zu isolieren. Das gelingt auch ohne mikrurgische Instrumente, wenn man durch mechanischen Druck die Zellen zum Platzen bringt und den austretenden Inhalt, Zellsaft und Protoplasmatrümmer, in Paraffinum liquidum auffängt: neben faden- oder schlierenartig ausgezogenen Resten und unregelmäßig geformten kleinen Ballen toten Protoplasmas finden sich in den von Paraffinöl umflossenen blauen Zellsafttropfen nicht selten kugelähnliche, scharf umrissene lebendige Plasmatropfen, die mit kleinen Vakuolen oder mit Mikrosomen bald mehr, bald minder reichlich ausgestattet sind. Die größten Protoplasmatropfen sind ungefähr 8 μ im Durchmesser groß; größere sind nicht zu erhalten, kleinere freilich sehr zahlreich bis herab an die Grenze des Wahrnehmbaren; namentlich die großen zeigen sehr deutlich zuckende Bewegungen ihrer Masse und bald träge, bald lebhafte amöboide Formveränderungen, die ich bis 30 Minuten lang unter dem Mikroskop sich fortsetzen sah. Es scheint, daß in den Morgenstunden das Tradescantia-Protoplasma für die Untersuchung der beschriebenen Amöben geeigneter ist als mittags und nachmittags. Die Zahl der Fälle, in welchen bisher aus den Dermatoplasten höherer Pflanzen lebendige Protoplasmatrümmer gewonnen und außerhalb der Zelle in vivo beobachtet werden konnten, ist noch gering, so daß auch der für Tradescantia festgestellte Interesse beansprucht (Küster 1933).

Linsbauers „Effluationsmethode" (1933) dürfte auf Tradescantia-Haarzellen und ihr Protoplasma kaum anwendbar sein.

Nach Yamaha & Ishii (1933) sollen aus angeschnittenen Tradescantia-Zellen (Blatt- und Stengelstücke) auch isolierte überlebende Zellkerne zu gewinnen sein. —

Während in der reichen Literatur, die sich mit Plasmolyse beschäftigt, Tradescantia (Rhoeo) discolor mit ihren anthozyanroten

unterseitigen Blattepidermen als Musterbeispiel für gleichmäßig reagierende Zellen eine große Rolle im Laboratorium spielt, ist in ihr von den Zellen der Staubfadenhaare der T. virginica nur selten die Rede. Schwierigkeiten bei der Untersuchung ihrer osmotischen Eigenschaften bringen die geringe Durchlässigkeit der Wände, das ungleiche Alter benachbarter Zellen, zuweilen vielleicht auch ihr gewaltiges Volumen; die starke Entschwellung der Zellen, die bei Behandlung mit hypertonischen Lösungen vor sich geht, sowie der Diffusionswiderstand der Wände, der diese zum Einsinken bringt, sind der Beobachtung oft hinderlich.

In hinreichend stark konzentrierten Lösungen (n-KNO_3 usw.) tritt Konkavplasmolyse ein, wie sie HOFMEISTER schon abgebildet hat (1867) (vgl. Fig. 2). Über die positiven und negativen Plasmolyseorte läßt sich nichts allgemein Gültiges von Bedeutung sagen; in vielen Zellen sieht man das Protoplasma an den Querwänden besonders fest haften, in anderen sie frühzeitig entblößen, während in den blauen Staminalhaaren der Tinantia die Plasmolyseform durch festes Anhaften an den Querwänden und glatte Ablösung von den Außenwänden gekennzeichnet wird.

Wie sich Deplasmolyse bei Tradescantia-Zellen bemerkbar macht, hat HOFMEISTER (a. a. O. 52) bereits beschrieben: er sah bei Plasmolyse in n-KNO_3 die Plasmafäden sich in den Wandbelag zurückziehen und nach dem Aussüßen „in gewohnter Vollständigkeit" binnen 10—12 Minuten sich wieder herstellen.

Die Vakuolenhülle gut sichtbar zu machen, gelingt bei Tradescantia nicht so leicht, wie an vielen anderen Objekten — am besten dann, wenn man vor Anwendung des Plasmolytikum das Protoplasma besonders durchlässig gemacht hat (Vorbehandlung mit Kampferwasser, hiernach n-KNO_3): das Protoplasma trennt sich unter der Einwirkung der hypertonischen Lösung von der Wand, stellt aber seine Kontraktion bald ein, während die Vakuolenhülle sie noch lange fortsetzt.

Für den Protoplasmapathologen haben die großen Tradescantia-Haarzellen doppeltes Interesse: — erstens deswegen, weil

nach kurzer Anthese zusammen mit den Perigonblättern auch die Staubfädenhaare schnell absterben, nachdem ihr Protoplasma degenerativen Veränderungen anheimgefallen ist (vgl. MOLISCH 1929, 96); ferner sind die Zellen unseres Objektes zu allerhand Versuchen, die ihr Protoplasma unter anomale Lebensbedingungen bringen, ausgezeichnet tauglich.

Die Blüten der Tradescantia virginica entfalten sich in den frühen Morgenstunden und verblühen und verfallen je nach der Witterung im Hochsommer zwischen 12 und 14 Uhr, an kühlen Spätsommertagen einige Stunden später; die Staubfadenhaare bleiben oftmals — wenigstens streckenweise — länger am Leben als die Zellen der Perigonblätter, so daß man auch im Sommer noch um 17 und 18 Uhr nicht selten noch reichlich lebende Zellen zwischen vielen toten antreffen kann. Während der Nachmittagsstunden läßt sich in den Staubfadenhaaren Schwund des Protoplasmas beobachten; die starken Stränge, welche die Lumina in der Längsrichtung der Zellen durchziehen, werden mager oder schwinden ganz, und man sieht den Zellkern von sternförmig ausstrahlenden Plasmafäden umgeben, die zuweilen streckenweise durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auffallen; in anderen Fällen können, zumal in der Nähe

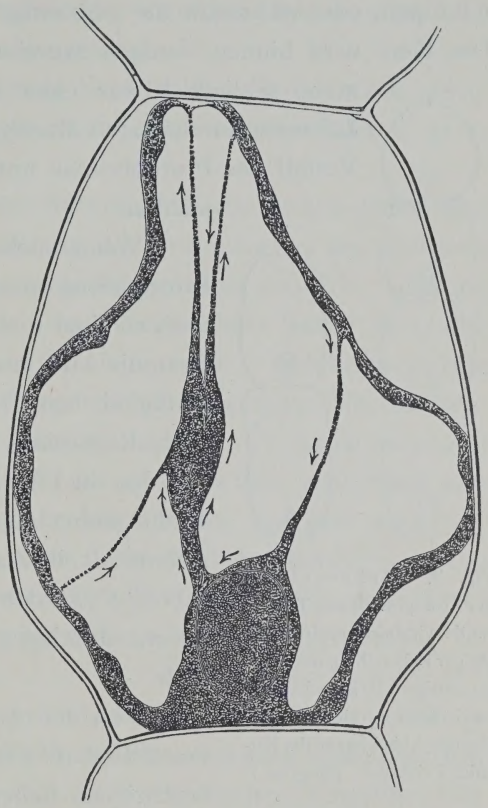


Fig. 2. Plasmolyse einer Staubfadenhaarzelle von Tradescantia virginica. Nach HOFMEISTER.

des Zellkernes, Lamellen von Protoplasma durch eben solche Veränderungen auffallen, während in ihrer unmittelbaren Nähe andere Teile des Protoplasmas ihr normales Aussehen behalten und deutliche Strömung erkennen lassen. Sehr häufig ballt sich das Protoplasma der Stränge streckenweise zu dicken trägen Klumpen, oder es ersetzt die Strömung durch Glitschbewegungen. Der Kern wird binnen wenigen Stunden stark granuliert und besteht schließlich aus einer stark lichtbrechenden, von Lakunen durchsetzten Masse. Seltener beobachtet man Verfall des Protoplasmas unter Kontraktion der Tonoplasten.

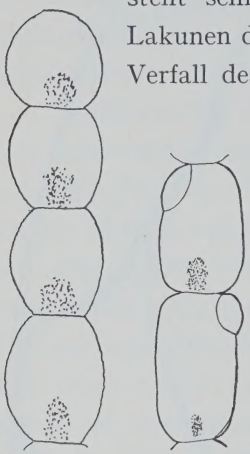


Fig. 3. Nekroseform der Protoplasten von Tradescantia virginica nach mehrtägiger Behandlung mit zweiprozentigem Rohrzucker. An zwei Stellen sind linsenförmige Abhebungen der Kutikula sichtbar. (Original.)

Wenn nach dem Tode einer Zelle das Protoplasma zusammensinkt und nach und nach zu einer unscheinbaren Anhäufung von Granulis wird, macht sich oftmals die Regelmäßigkeit bemerkbar, mit welcher der nekrotische Rest seinen Platz in der Zelle einnimmt. Bei den in Fig. 3 dargestellten Zellen, die durch mehrtägiges Wasserbad oder durch Aufenthalt in Zuckerlösung zum Absterben gebracht worden waren, liegt das Protoplasma durchweg an dem basalen Ende der Zelle. —

Von den Autoren, welche den Einfluß von Giften auf das Tradescantia-Protoplasma beschrieben haben, nennen wir wenigstens Nägeli & Schwendener (1867, 398), die nach Ammoniakbehandlung um den Zellkern oder unabhängig von diesem starke Protoplasmaanhäufungen zustande kommen sahen, die den neuerdings als systrophische Ballungen beschriebenen ähnlich gewesen zu sein scheinen.

Tradescantia-Haarzellen im Experiment extremen chemischen und physikalischen Agentien auszusetzen, ist wiederholt versucht worden.

Erhöhte Temperatur ließen schon SCHULTZE (1863), später SACHS (1864) und namentlich KLEMM (1895, 637) auf unser Objekt einwirken. KÜHNE (1864, 100) sah das Protoplasma der Tradescantia-Haarzellen bei Abkühlung bis auf —14° in kugelige Tropfen zerfallen, bei steigender Temperatur seine normale Konfiguration wieder herstellen. Später haben MATRUCHOT & MOLLIARD dasselbe Objekt tiefen Temperaturen ausgesetzt.

Allzu intensive Belichtung bewirkt nach PRINGSHEIM (1879, 335) Lichtstarre; die Bewegung kann nach kürzerer oder längerer Zeit wieder einsetzen.

Die Wirkung konstanter Ströme studierte KÜHNE (1864, 99): er beobachtete eine Ansammlung des Protoplasmas am positiven Pol, an dem sich das absterbende Protoplasma rot färbt, während es am negativen grün wird. Neuerdings führte SAMEJIMA (1927) ähnliche Versuche an demselben Objekte aus. Induktionsschläge rufen nach KÜHNE an den Strängen der Tradescantia-Zellen knotenartige Ballungen des Protoplasmas hervor und lassen aus dem Protoplasmabelag züngelnde Fäden sich erheben; schließlich zerfällt der Protoplasmaleib in mehrere Ballen und geht unter vakuoliger Degeneration zugrunde; der Zellkern schwillt kugelig an und stirbt nach KLEMM (1895, 651) früher als das Protoplasma, in dem die Strömung stellenweise noch stundenlang erhalten bleiben kann.

Über den Unterschied im Verhalten und der Widerstandsfähigkeit von Protoplasma und Zellenkern haben sich auch andere Autoren geäußert: DEMOOR (1895) sieht nach chemischen Eingriffen den Kern länger am Leben bleiben als das Protoplasma, während SAMASSA (1898) eine überlegene Widerstandsfähigkeit des Zellenkerns nicht anerkennen kann.

Ich beschränke mich auf diese kurze Auslese aus der zytologischen Literatur; überall haben sich die Haarzellen der Tradescantia durch ihre Größe, ihren Plasmareichtum und durch die Deutlichkeit bewährt, mit der sich das Leben ihres Plasmas durch Strömung verrät. —

Der Kern ist in jungen und alten Zellen der Tradescantia-Haare leicht zu sehen; er ist groß und stets körnig (vgl. z. B. GAIDUKOV 1906, SCHAEDE 1925, YAMAHA 1926) — in den Zellen der Staminalhaare nicht anders als in den anderer Gewebe derselben Pflanze, bei Tradescantia virginica ebenso wie bei anderen Arten derselben Gattung und nahe verwandten Gattungen derselben Familie.

Die Form der Kerne zeigt in den Haarzellen nichts Ungewöhnliches; ich erwähne die stabähnlichen Kerne im Leitbündelgewebe und die der sehr langgestreckten Haarzellen der vegetativen Organe, in welchen (nach KOHL 1897) die Kerne 50mal so lang wie breit werden können.

Um über Aggregatzustand und Zähigkeit der Kerne Aufschluß zu geben, fand BERTHOLD (1886, 48) die Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica geeignet: durch mechanischen Druck lassen sie sich zu langen widerstandsfähigen Fäden auf dem Objektträger ausziehen.

Nach KOHL (1897) kann man den Kern der Tradescantia virginica durch Behandlung mit Asparaginlösung zu amöboiden Formveränderungen bringen; diese Mitteilungen sind bisher unbestätigt geblieben; bei eigenen Beobachtungen (1% Asparagin) wurden keine amöboiden Deformationen wahrgenommen. KOHLS Mitteilungen erinnern uns aber daran, daß gerade bei Tradescantia amöboide Formen der Zellenkerne häufig sind, und ohne experimentelle Eingriffe wie in anderen plasmareichen und durch lebhafte Strömungen ausgezeichneten Zellen auch in den der Tradescantia-Haare die Zellenkerne langsame amöboide Formveränderungen ausführen. Ihr Studium führt uns zu den Erscheinungen der sogenannten „direkten Kernteilung", zu deren Behandlung gerade die Tradescantia-Haare wiederholt angeregt haben. Amitosen oder — um in der Terminologie anderer Autoren (vgl. KISSER 1922) zu sprechen — Fragmentationen des Zellenkernes sind für Tradescantia wiederholt beschrieben worden; die Zellen der Staminalhaare gehören zu den ersten Objekten, an welchen man den Fragen nach der Kern-

fragmentation nachgegangen ist; in der Tat sieht man in den basalen Zellen der Staubfadenhaare und ebenso im Rindenparenchym in großer Reichlichkeit stark deformierte, oft traubenförmig gestaltete Kerne (JOHOW 1880; STRASBURGER 1880, 1908; ZIMMERMANN 1896; NATHANSOHN 1900; SCHÜRHOFF 1915, 1917, 1926, 454; KISSER 1922). Nach den Untersuchungen von SCHÜRHOFF (1917) kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Kerne der genannten Zellen binnen wenigen Stunden amöboid wechselnde Formen annehmen können, ohne sich dabei zu teilen; unter Tausenden von Zellen, deren Kerne sich amöboid oder traubig deformiert haben, fand SCHÜRHOFF keine einzige zweikernige. Es mag dahingestellt bleiben, ob nicht gelegentlich dieselbe Deformation doch zu einer Fragmentation des Kernes führen kann, wie sie STRASBURGER, KISSER u. a. beschrieben haben; zuletzt trat CONARD (1929) für die Möglichkeit einer Zerstückelung ein, ja sogar für die einer nachfolgenden Mitose der Teilstücke, die freilich in schwer glaubhaftem Widerspruch zu den Erfahrungen anderer stehen würde. Auch die Kerne jugendlicher Tradescantia-Haarzellen sind imstande, sich amöboid zu deformieren, wenn man sie mit Äther behandelt (NATHANSOHN 1900).

In den Zellen der Tradescantia-Haare liegen die Kerne zunächst polar — bald am apikalen, bald am basalen Pol der Zelle; in älteren Teilen der Haare liegen sie meist in beträchtlichem Abstand von den Polen, oft in der Mitte der Zelle. Bei den Haaren der Tinantia, deren Zellen am basalen Pol sich mächtig verbreitern (s. u. Fig. 6), liegt der Kern vorzugsweise im basalen Teil der Zelle; wichtig scheint, daß in jungen, am basalen Ende bereits verbreiterten Zellen der Kern oft noch apikal liegt: Beziehungen zwischen der Lage des Kerns und dem lokalen Wachstum der Zelle sind nicht erkennbar (vgl. HABERLANDT 1887 und KÜSTER 1907).

Zu Orientierungsbewegungen wird der Zellkern durch Wundreize veranlaßt: in Zellen, deren Nachbarinnen tot sind, wandert der Kern traumatotaktisch an die Wundfläche (HABERLANDT 1902); ähnliches sah MIEHE (1901) an Epidermiszellen von Tradescantia, die an ein kleines Trauma grenzten. —

Die Chemie der Zellkerne, der Chromosome und der Mitose überhaupt, bedeutet eine Aufgabe, deren Bearbeitung durch FEULGENS Methodik neue und starke Impulse empfangen hat. Natürlich sind auch die Kerne unserer Tradescantia in diesem Sinne untersucht worden und versprechen wertvolle Aufschlüsse (BOAS & BIECHELE 1932; SHINKE & SHIGENAGA 1933; MILOVIDOV 1933).

Die einzigartige Bedeutung der Tradescantia virginica für die Erforschung der Pflanzenzelle kommt erst zur Sprache, wenn wir uns der Betrachtung der Kern- und Zellteilung zuwenden. Diese Bedeutung beruht auf dem Umstande, daß bei Tradescantia nicht nur die ruhenden Kerne, sondern auch die Teilungsfiguren in vivo der Beobachtung ausgezeichnet zugänglich sind.

Bei der Entdeckung der Kernteilung hat Tradescantia eine große und eigenartige Rolle gespielt: neben anderen Objekten hat HOFMEISTER um die Mitte des 19. Jahrhunderts die Pollenmutterzellen und die Zellen der Staminalhaare von Tradescantia virginica auf die der Zellenteilung vorangehenden Vorgänge untersucht und hat dabei so viele Einzelheiten des Kernteilungsvorganges beschrieben, daß wir ihn nur wenige Schritte vor einer der größten zytologischen Entdeckungen entfernt bleiben sehen; eine zutreffende Einsicht in die Vorgänge der Kern- und Zellenteilung blieb ihm allerdings verschlossen (1848, 1849, 1861).

Erst die 70er Jahre gehören der Entdeckung und Erforschung der Kernteilung, und 1880 folgt eine entscheidende Tat des Jenaer Botanischen Laboratoriums: STRASBURGERS Schüler LUNDSTRÖM (1879) und STRASBURGER selbst (1880) beschreiben für Tradescantia die Kernteilung, wie sie sie am lebenden Objekte durch alle Phasen verfolgen konnten. Damit war Tradescantia und waren die Zellen ihrer Staminalhaare ein halbes Jahrhundert nach BROWN zum zweiten Male für die Zellenforschung entdeckt und als unübertreffliches Material für die Untersuchung der Zytogenese den Forschern empfohlen und in die botanischen Laboratorien eingeführt (vgl. auch STRASBURGER 1906). STRASBURGER beschrieb für Tradescantia nicht nur die einander folgenden Phasen der Kernteilung, die

Bewegung der Chromosomen, die Bildung der Tochterkerne und das Auftreten der Zellwand, sondern stellte auch die Zeitdauer der einzelnen Phasen fest. Mit Fig. 4 wiederholen wir die seit den 80er Jahren berühmt gewordene Abbildung STRASBURGERS (1884).

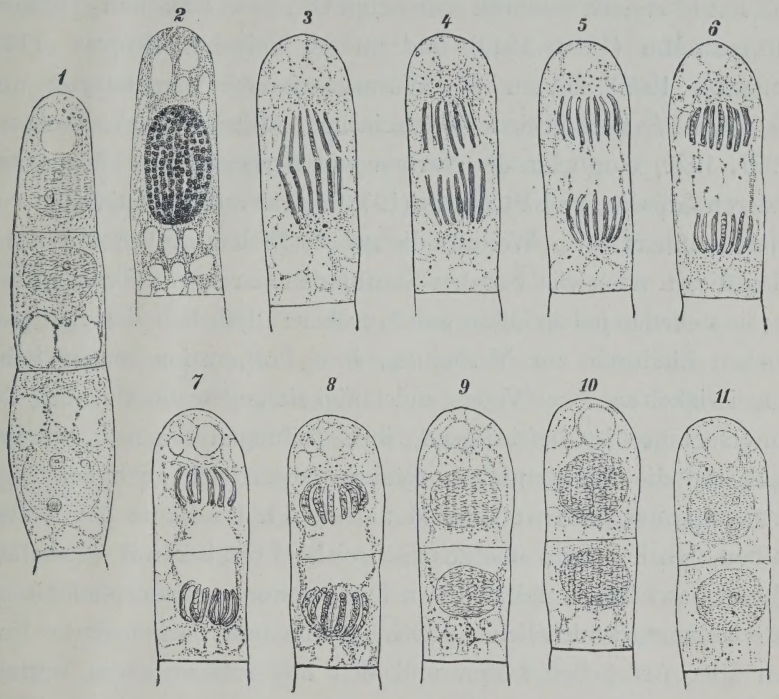


Fig. 4. Teilungsvorgänge in den Zellen der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica; bei *1* unten ruhender Kern, oben soeben vollzogene Kern- und Zellenteilung; bei *2* grobkörnig schräge Streifung der Zellenkerne; bei *3—11* aufeinanderfolgende Teilungsstadien; bei *3* Stadium von 10 Uhr 10 Min., bei *4* 10 Uhr 20 Min., bei *5* 10 Uhr 25 Min., bei *6* 10 Uhr 30 Min., bei *7* 10 Uhr 35 Min., bei *8* 10 Uhr 40 Min., bei *9* 10 Uhr 50 Min., bei *10* 11 Uhr 10 Min., bei *11* 11 Uhr 30 Min. Nach STRASBURGER (Botan. Prakt., 1. Aufl. 1884).

Die Geschwindigkeit der Zytogenese bei Tradescantia haben in neuester Zeit SAX & EDMONDS (1933) für die Vorgänge der Meiosis ermittelt — allerdings nicht auf dem Wege der Dauerbeobachtung lebender Zellen.

Die Jenaer Forscher waren zwar nicht die ersten, die in vivo Kernteilungen der Pflanzen unter dem Mikroskop zu beobachten

und zu verfolgen vermochten: schon vor ihnen war es TREUB (1878) gelungen, den Ablauf einer Kern- und Zellenteilung zu verfolgen; er bediente sich der Suspensoren von Orchis latifolius und junger Samenknospen von Epipactis palustris und E. latifolius. In neuester Zeit hat man nach weiteren geeigneten Objekten Umschau gehalten: LUNDEGÅRDH (1910, 1912) und andere Forscher (ROBINS 1924; SCHAEDE 1925) fanden die Wurzelmeristeme monokotyler und dikotyler Pflanzen geeignet (Hyacinthus, Allium, Vicia); MARTENS (1927, 1929) empfiehlt die Narben von Arrhenaterum elatius und anderen Gräsern, und PEKAREK (1932) macht auf die Rhizoiden von Chara aufmerksam. Weitaus die größte Bedeutung kommt unter allen diesen nach wie vor den Staubfadenhaaren von Tradescantia zu; sie stehen in jedem Klima den Forschern alljährlich viele Sommerwochen hindurch zur Verfügung, ihre Präparation macht keine Schwierigkeiten, ihre Widerstandsfähigkeit gegen die Wirkung der Untersuchung ist befriedigend, ihre Teilungen beschränken sich nicht auf die Nachtstunden, sondern zeigen sich auch bei Tage. STRASBURGERS Vortritt folgend haben sich im Laufe des letzten halben Jahrhunderts überaus zahlreiche Forscher mit demselben Objekt beschäftigt und sich von ihm Antwort auf morphologische, entwicklungsgeschichtliche, physiologische und pathologische Fragen aller Art geben lassen und sich immer wieder die Vorteile nutzbar gemacht, den die hier so bequem durchführbare Vitaluntersuchung gewährt (BEHRENS 1890; DE WILDEMAN 1891; DEMOOR 1895; SAMASSA 1898; SCHAEDE 1925; YAMAHA 1926; SAKAMURA 1927; BĚLAŘ 1931). GICKLHORN (1930) hat hinzugefügt, daß auch die Epidermen sehr junger Tradescantia-Blätter dem gleichen Zwecke dienstbar gemacht werden können, und BARANETZKY hatte schon gleichzeitig mit STRASBURGER (1880) die Pollenmutterzellen der Tradescantia zur Untersuchung lebender, in Teilung begriffener Zellen herangezogen, mußte sich freilich damit begnügen, in seinen Quetschpräparaten nebeneinander die verschiedensten Teilungsstadien zu finden, und auf die unmittelbare Beobachtung des Mitosenablaufs verzichten.

Zu allen diesen Arbeiten kommt die große Zahl derjenigen, die mit totem, fixiertem Tradescantia-Material, zumal mit den Pollenmutterzellen, sich befassen. Durch fünf Jahrzehnte Mitosenforschung begleiten uns von STRASBURGERS Funden an die Tradescantia-Zellen als unentbehrliches und unübertroffenes Hilfsmittel bis zu den Veröffentlichungen der allerjüngsten Zeit; alle Vorgänge der Kernteilung sind an ihnen untersucht, alle Methoden, welche die technischen Fortschritte der neueren Zeit brachten, an ihnen erprobt, alle Theorien an ihnen geprüft worden.

Die für die Zeit der Jenaer Entdeckungen und der ihnen folgenden Fortschritte der Mitosenforschung wichtigste Erkenntnis lag darin, daß seit den Tradescantia-Untersuchungen für die Skepsis derjenigen, welche in den Kernteilungsfiguren irgendwie geartete Kunstprodukte zu sehen glaubten, kein Raum mehr blieb; immer wieder hat man auf Tradescantia zurückgegriffen, wenn es sich darum handelte, irgendwelche Einzelheiten des Kernteilungsvorganges gegen neue ähnliche Zweifel zu verteidigen. Wir werden später sehen, daß man versucht hat, die lebenden Kernteilungsfiguren durch Methoden der Vitalfärbung noch aufschlußreicher zu machen.

Erschöpfend auseinanderzusetzen, was uns die Tradescantia-Zellen an Kernteilungsphänomenen haben schauen lassen, fehlt es hier an Raum und Zeit. Man hat die Chromosomen auf ihre Struktur wie auf ihre physikalischen Eigenschaften zu prüfen unternommen, hat sie auf Flexibilität und Rigidität untersucht, hat ihre Quellbarkeit erforscht und die Verteilung der färbbaren Substanz in ihnen zu ermitteln getrachtet. Die Chromonemalehre, die in den Chromosomen stark färbbare Spiralbänder sucht und findet, nimmt ihren Ausgang von den Beobachtungen BARANETZKYS (1880) an den Pollenmutterzellen von Tradescantia; wiederum die Tradescantia-Chromosome zeigten KAUFMANN (1926) zwei einander umwindende Schraubenbänder; an denselben Objekten ist bis in die letzten Jahre dieselbe Strukturfrage immer wieder geprüft worden (SAKAMURA 1927, BĚLAŘ 1931 u. a.); TELEŻYŃSKY (1930) sieht in den Granulis, welche den ruhenden Kern körnig erscheinen lassen,

nichts anderes als die optischen Querschnitte eines vielverschlungenen Chromonemas. Chromomeren findet SANDS (1923) in den Pollenmutterzellen der Tradescantia (vgl. auch NEBEL 1932).

Selbst die vielumstrittenen achromatischen Bestandteile der Kernfigur sind bei Tradescantia am lebenden Objekt sichtbar; SCHAEDE (1898) findet sie bei den Pollenmutterzellen wie in den Staubfadenhaaren; bei diesen wie jenen sind die Verbindungsfäden in ablaufenden Teilungen deutlich sichtbar und bei der homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen auch die Spindelfasern; letztere in den Staubfadenhaaren in vivo finden zu wollen, ist nach SCHAEDE hoffnungslos.

Nach BĚLARS Untersuchungen (1929) geben die Kerne lebender Tradescantia-Zellen neue Aufschlüsse über die Polfelder.

An Tradescantia machte NAWASCHIN (1911) seine Beobachtungen über die „Diminution des Chromatins": er sah bei der Entstehung der Pollenkörner von T. virginica Kerne mit verminderter Chromosomenzahl; eines der Chromosomen der normalen Pollenkörner kann verloren gehen oder durch einen „Chromatinnucleolus" ersetzt werden.

Namentlich aus der Oenothera-Zellenforschung sind ungewöhnliche Formen der Meiosis bekannt: während bei den homozygotischen Arten die Chromosome in der Diakinese zu den üblichen Paaren sich zusammenfinden, treten bei den komplex-heterozygoten die Chromosome in gesetzmäßiger Verteilung zu Ringen verschiedenen Umfanges zusammen. Solche Ringbildungen sind wie bei Oenothera auch bei Tradescantia gefunden worden; ihre Besprechung würde uns allzu tief in die verwickelten Fragen des so problematischen Chromosomenchiasmas, des „crossing over" und der „strukturellen Bastarde" führen (DARLINGTON 1929, 1932; vgl. ferner KOLLER 1932; SAX & ANDERSON 1933).

Mit Hilfe der Mikrodissektion neue Beiträge zur Kenntnis der Reduktionsteilungen zu liefern, gelang SANDS (1926).

Über non-disjunction und Pollensterilität bei Tradescantia haben SAX & EDMONDS (1933) in jüngster Zeit berichtet.

Über den Mechanismus, der bei der Kinese der Chromosomen wirksam wird, äußert sich BĚLAŘ auf Grund eingehender, gleichwohl die Frage noch nicht endgültig klärender Untersuchungen an Tradescantia-Haaren dahin, daß zu dem Zugfasermechanismus und der Streckung eines von ihm beschriebenen Stemmkörpers in der späten Anaphase noch die Eigenkontraktion der Tochterchromosome komme. SCHAEDE nimmt — ebenfalls auf Grund seiner Lebendbeobachtungen — mit früheren Autoren an, daß Diffusionsströme bei der Chromosomenwanderung wirksam werden, und erschließt deren Existenz aus dem Verhalten der Teilungsfigur und ihres Volumens zu dem der Vakuole: während der Anaphase nimmt die Teilungsfigur nach SCHAEDE Wasser aus der Vakuole auf, später verliert sie an Volumen, und die Vakuole wird wieder umfangreich. Selbst die Untersuchung des lebenden, vor den Augen des Mikroskopikers seine Mitosen vollziehenden Objektes hat leider die Frage der Chromosomenkinetik noch nicht endgültig klären können. Wichtige Beobachtungen über die Drehung des Zellenkerns ergaben BĚLAŘs Beobachtungen an den subterminalen Zellen der Tradescantia-Haare; vielleicht geht auf solche vom Protoplasma bewirkte Drehungen die Teilung der Haarzellen parallel zur Längsachse zurück, durch die man allerdings nur in seltenen Fällen die Tradescantia-Haare streckenweise zweireihig werden sieht (s. o. S. 3). —

Wie bei den Fortschritten hat auch auf den Irrwegen der Zellforschung Tradescantia ihre Rolle gespielt — man erinnere sich des am Ausgang des vorigen Jahrhunderts ausgefochtenen Streits um das Zentrosom der Metaphytenzelle, bei dessen Verteidigung GUIGNARD (1891, 1894) auch auf die Tradescantia-Haare Bezug nahm, die wiederum STRASBURGER untersuchte, bevor er zur endgültigen Ablehnung der Zentrosomenlehre kam (1900, 161). —

Läßt sich mit Hilfe der Vitalfärbung die Frage nach den Vorgängen der Karyokinese fördern? Wiederum haben die Tradescantia-Haarzellen das Material abgegeben. Zuerst beschrieb CAMPBELL (1880) vitale Färbungen der Kerne mit Dahlia, Methylviolett, Mauvein; GICKLHORN (1930) arbeitete mit Eosin; neuer-

dings hat BECKER (1929—1932) versucht, durch eingehende Prüfung vital gefärbter Tradescantia-Zellen den Vorgang der Kern- und Zellenteilung zu studieren und namentlich der vitalgefärbten Zellenplatte seine Aufmerksamkeit geschenkt.

Mit Neutralrot, Methylenblau oder Chrysoidin den Zellsaft oder das Protoplasma lebender Tradescantia-Zellen zu färben, ist nicht schwer; gleichwohl sind diese für Vitalfärbungsversuche kein sonderlich günstiges Material. MARTENS (1928) hat noch neuerdings mit scharfer Skepsis sich über die Methode der Vitalfärbungen geäußert und die Harmlosigkeit der Vitalfärbemittel in Frage gezogen. Bei den Haarzellen der Tradescantia gibt zwar die auch in stark gefärbten Zellen fortgesetzte Protoplasmaströmung dem Beobachter alle Gewähr für das Leben seines Objektes; gleichwohl bleibt Vorsicht am Platze: auch in dem relativ unschädlichen Neutralrot tritt nach wenigen Stunden starke Verarmung des Plasmastrangsystemes ein, und es muß vollends zum Mißtrauen gegenüber den an neutralrot-gefärbten Zellen gesammelten Beobachtungen stimmen, wenn wir auch BECKER für sein Material so mannigfaltige Symptome der Schädigung beschreiben sehen, die bis zum Stillstand der Kinesen und zum Tod des Protoplasmas führen kann. Inwieweit wir mit BECKER aus den von ihm beschriebenen Erscheinen gefärbter Anteile in der Kernteilungsfigur auf Oxydationsvorgänge schließen dürfen, mag fraglich bleiben. BECKER kommt hinsichtlich der Zellplatte zu der Meinung, daß sie durch Entmischungsvorgänge zustande kommt, die sich im Phragmoplasten abspielen, und durch welche die Spindel gespalten wird; es entstehen zwei Hautschichten für die Tochterzellen, und die Zellenplatte ist der zwischen ihnen liegende Spalt, in dem später die Zellmembran gebildet wird. —

Was soeben über die Wirkung der Vitalfärbungen zu sagen war, vermittelt uns den Übergang zu dem überaus umfangreichen, schon von vielen Autoren erfolgreich in Angriff genommenen Gebiet der Pathologie der Kern- und Zellenteilung. Der komplizierte Mechanismus, der bei jeder Kern- und Zellenteilung in Gang kommt,

kann durch Angriffe der verschiedensten Art in allen Phasen seines Geschehens zum Stillstand gebracht, seine Tätigkeit in abnorme Bahnen gelenkt werden. Anomale Kern- und Zellenteilungen sind von den Zytologen der letzten Jahrzehnte schon oft beobachtet und beschrieben worden; gleichwohl darf die Pathologie der Kern- und Zellenteilung ein noch durchaus unvollkommen bebautes Gebiet der Zytologie genannt werden, da sehr viele Einzelheiten, die aus ihm bekannt geworden sind, nur auf Gelegenheitsbefunde zurückgehen, diejenigen aber, die durch experimentelle Untersuchungen gewonnen wurden, uns zwar lehren, mit welchen Mitteln und durch welche Eingriffe man Anomalien hervorrufen kann, in die Kausalität des Geschehens aber so wenig Einsicht bringen, daß wir beim Erzeugen von Anomalien noch in sehr hohem Maße vom „Zufall" abhängig bleiben und das Produkt unserer experimentellen Eingriffe wie eine Fülle von Überraschungen hinzunehmen haben, die von einem Versuch zum anderen und von Zelle zu Zelle wechselt.

Bei den anomalen Kern- und Zellenteilungen handelt es sich um zeitliche Abweichungen von der Norm, indem der Ablauf der Kinesen sich verzögert — oder um formale Abweichungen: die Korrelationen, die zwischen den Teilen der Zelle und insbesondere den der karyokinetischen Figur walten und den harmonischen Ablauf des Teilungsvorganges gewährleisten, werden gestört, so daß die im Zellenleib sich abspielenden Bewegungs- und Gestaltungsvorgänge abnorm ausfallen. Als einer der ersten hat GERASSIMOFF überraschende Versuche dieser Art ausgeführt und die Zellteilung durch Eingriffe verschiendenster Art — durch Ätherbehandlung wie durch Anwendung niederer Temperaturen — in abnorme Bahnen geraten lassen, so daß bei den dem Angriff folgenden Teilungen zweikernige und kernlose Zellen statt der normal einkernigen entstanden; was sich freilich hierbei in der Zelle abspielt, wie die durch Narkose oder Abkühlung oder andere Eingriffe veranlaßten Vorgänge und Verlagerungen zustande kommen, wissen wir nicht; wir müssen uns damit begnügen, die im Experiment entstehenden Anomalien zu beschreiben und ihre Wirkung auf den Fortgang der Zytogenese zu studieren.

Eine zweite und dritte Gruppe von Versuchen bilden diejenigen, bei welchen wir durch mechanische Eingriffe verlagernd auf die Zellenbestandteile einwirken und die Wirkung willkürlich hervorgerufener und kausal verständlicher Verlagerungen zu studieren in der Lage sind. Solche Versuchsmöglichkeiten gibt uns zunächst die Zentrifuge: vorausgesetzt, daß die inneren Bestandteile der Zelle ungleiches spezifisches Gewicht haben, lassen sie sich durch hinreichend hohe Schleuderkräfte aus ihrer natürlichen Lage bringen. Der große Vorteil dieser Methode besteht darin, daß die Eingriffe so schonend sind, und die Zelle als Ganzes intakt bleibt; ein Beschränkung bedeutet es für die Anwendbarkeit der Zentrifuge zur Verlagerung der Zellenbestandteile, daß sie nur Verlagerungen bestimmter Richtung gestattet und gleich schwere Anteile im allgemeinen nicht zu trennen vermag und alle Bestandteile der Zelle nach ihrem spezifischen Gewicht zu ordnen trachtet.

Frei von solchen Fesseln gestattet schließlich der Mikromanipulator, alle beliebigen Verlagerungen toter wie lebendiger Zellenbestandteile planmäßig vorzunehmen, wofern die Zellen einen so schweren Eingriff in ihr Inneres ertragen und überleben. Die bisher ausgeführten Versuche lassen uns von der weiteren Vervollkommnung der Technik neue wichtige Möglichkeiten erhoffen; vielleicht gelingt es uns einmal, mit den feinen Nadeln des Apparates am Zellenleib eine Mikrovivisektion auszuführen und nach Chirurgenart auch in der lebendigen Zelle jedem ihrer Organe „seinen Platz anzuweisen".

Was haben die Zellen unserer Tradescantia bei ihrer Bearbeitung nach den hier kurz gekennzeichneten Verfahren zur Erforschung der Zellen- und Kernpathologie beigetragen? Offenbar bieten Objekte, an welchen Kern- und Zellenteilungen in Dauerbeobachtungen verfolgt werden können, auch für die Fragestellungen des Pathologen hervorragend günstige Aussichten.

Die erste unserer drei Gruppen erläutern wir zunächst mit Beckers bereits erwähnten Vitalfärbungsversuchen. Mit einem von A. Meyer gegebenen Terminus dürfen wir seine Färbungen

als „Krankfärbungen" bezeichnen, da die mit Methylenblau behandelten Zellen weitgehende Anomalien aufweisen können: in einer Prophasezelle sieht BECKER neben dem Kern eine körnige, bewegliche Protoplasmamasse sichtbar werden, zwischen beiden später einen dünnen, hyalinen Plasmastreifen, schließlich eine Membran, die eine kernhaltige neben einer kernlosen Tochterzelle entstehen läßt (Fig. 5); die in der kernlosen Zelle liegende, ruhelos wandernde Plasmaamöbe verdient um so mehr Beachtung, weil ähnliche auch in kernlosen Zellen anderer Objekte wahrgenommen worden sind (KÜSTER 1932).

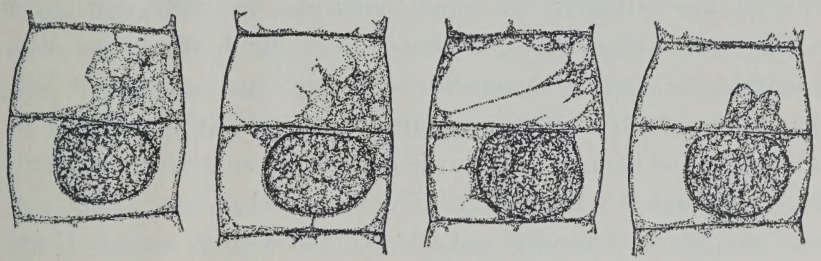


Fig. 5. Anomale Zellteilung: Entstehung einer kernlosen Tochterzelle; in dieser eine bewegliche Protoplasmamasse. Nach BECKER.

In denselben Kreis von Erfahrungen gehören die durch Zellengifte wie Chloralhydrat usw. hervorgerufenen Mißbildungen. Namentlich NĚMEC (1904) hat darauf aufmerksam gemacht, wie weitgehend die Vorgänge der Kernteilung durch Behandlung mit Giften zu beeinflussen sind, und hat die Veränderungen, die durch Chloralhydratlösungen sich herbeiführen lassen, eingehend beschrieben. Was an Wurzelspitzen usw. erst nach umständlicher Präparation sich der Beobachtung zugänglich machen läßt, ist bei Tradescantia-Haaren ohne weiteres und noch dazu am lebenden Material wahrzunehmen: MAINX (1923) hat nach Chloralhydratbehandlung die Kernteilungsvorgänge unvollkommen bleiben und zweikernige und einkernige didiploide Zellen entstehen sehen.

Schließlich wären noch die unter dem Einfluß traumatischer Angriffe sich vollziehenden Kern- und Zellenteilungen zu erwähnen. Gerade für Tradescantia sind sie oft untersucht worden (vgl. z. B.

Schürhoff 1915, 1917; Kisser 1922 u. a.). Noch neuerdings hat sich Conard (1926, 1929) mit ihnen beschäftigt und dabei gar manche wunderliche Anomalie gefunden, für die freilich eine zuverlässige Bestätigung abzuwarten bleibt.

Mit der Zentrifuge haben Mottier (1899) und namentlich Andrews (1915) die Tradescantia-Haarzellen behandelt. Andrews gelangen an diesen wie an anderen Objekten die oft zitierten Versuche, durch Zentrifugenkräfte den Nukleolus aus dem lebendigen Kern herauszuschleudern; wie ein fliegendes Geschoß reißt der Nukleolus ein Loch in die Wand des Kerns und wird vom strömenden Protoplasma entführt; der seines Nukleolus beraubte Zellenkern erfährt weder durch diese Einbuße, noch durch die kleine Verwundung, die ihm der herausfliegende Nukleolus beigebracht hat, eine nennenswerte Schädigung: er vermag seine Chromosome zu entwickeln und kann sich teilen wie ein normal ausgestatteter Kern. Die Kernspindeln können durch Zentrifugenbehandlung deformiert und verlagert und bis fast um 90° gedreht werden, so daß Querwände von anomaler Orientierung entstehen, sogar solche, die die Längsachse des Fadens unter einem sehr spitzen Winkel schneiden oder parallel zu ihr orientiert sind.

Auch zwei- oder mehrkernige Zellen hat Andrews am zentrifugierten Tradescantia-Material gefunden; er erklärt ihr Erscheinen mit dem von Miehe (1901) gefundenen Phänomen der Kerndiapedese. —

Mit dem Mikromanipulator hat man nicht nur Eingriffe in die Protoplasmastränge, in Wandbelag und Zellsaftraum ausgeführt, wie wir bereits hörten, sondern auch die Kernteilungsfiguren unter dem Mikroskop zu zergliedern versucht, um Aufschluß über die physikalische Beschaffenheit und Struktur der Chromosome und Spindelbestandteile zu gewinnen (Chambers & Sands 1923). Kein Zweifel, daß die Ergebnisse solcher Bemühungen mit großer Vorsicht auszuwerten sein werden, da es unerwiesen, ja sogar unwahrscheinlich ist, daß die Bestandteile der Kernteilungsfigur bei so weitgehender Zergliederung unverändert bleiben; die von Martens

(1928, 120) ausgesprochene Skepsis ist sicherlich am Platz, und ebenso muß zunächst fraglich bleiben, welche von den Struktureigentümlichkeiten, die WADA (1933) an den vom Mikromanipulator zerlegten Chromosomen wahrnahm, auch dem intakten Kerne zukommen.

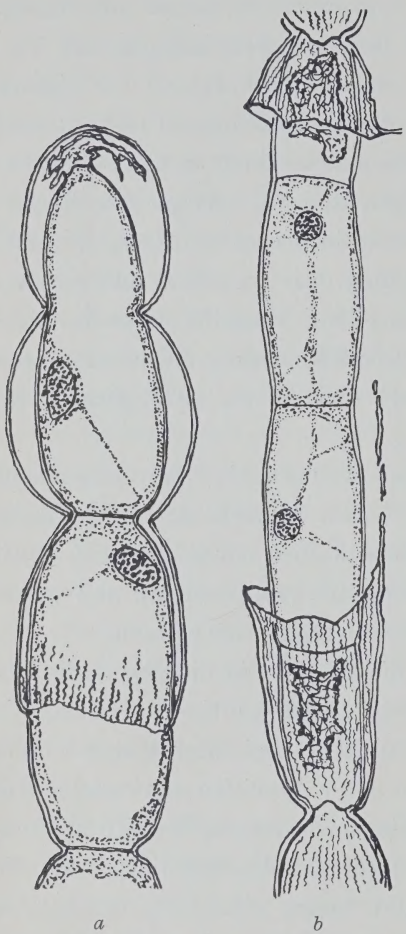
Die vom Mikromanipulator bewirkte Verwundung und Verlagerung von Zellenbestandteilen vermag den Fortgang der Kinesen in der verschiedensten Weise auf abnorme Bahnen zu lenken; wird die Operation in der frühen Anaphase ausgeführt, so kann eine Verschmelzung der Tochterkerne folgen und ein tetraploider Riesenkern zustande kommen; operiert man in der späten Anaphase oder in der Telophase, so wird die Bildung der Querwand unterdrückt, und es entstehen zweikernige Riesenzellen. Eingriffe in die Äquatorzone der Kernspindel führen zu unvollkommener Ausbildung oder zu schiefer Stellung der Querwand — wie WADA (1932) gezeigt hat.

* * *

Schon der erste Zytologe, der Tradescantia-Haare untersucht hat, RICHARD BROWN, nahm die feinen Runzeln der Außenfläche der Membran wahr — wie wir bereits oben hörten. Solche Kutikularfältchen sind an der Oberfläche der Pflanzenhaare und zumal an den der Blüte entnommenen eine häufige Erscheinung.

Überraschungen bringt uns die Einsicht in die physikalischen Eigenschaften der Membran unserer Tradescantia-Haarzellen, die unlängst MARTENS (1931) erforscht hat. Bei ihrer Untersuchung kommt der Umstand zu Hilfe, daß unter Angriffen der verschiedensten Art die Membranen der Tradescantia-Haarzellen sich spalten, d. h. daß die Kutikula sich von ihrer Zelluloselamelle trennt; die Kutikula zerreißt dabei quer und bleibt oben oder unten oder an beiden Enden der Zelle wie ein Manschettenring erhalten, oder sie löst sich als zusammenhängender Schlauch von einer Reihe von Zellen ab, an dem die den Zellengrenzen entsprechenden Einschnürungen sichtbar bleiben oder sich völlig ausgleichen, so daß viele Zellen in ansehnlich weitem Abstand von einem zylindrischen oder schwach tonnenähnlich gewölbten Kutikulamantel umhüllt bleiben (vgl. Fig. 6, auch Fig. 3).

Die Zelle selbst kann nach Ablösung der Kutikula noch lange am Leben bleiben; nach ihrem Tode fällt der Diffusionswiderstand auf, welchen die Kutikula dem durch die Zellulosewand exosmierenden Anthozyan entgegensetzt.



a *b*

Fig. 6. Abhebung der Kutikula von der Zelluloselamelle; bei *a* drei Zellen, deren oberste tot und zerdrückt ist; die Kutikula der unteren Zelle ist quer zerrissen, die der beiden oberen zusammenhängend geblieben. — *b* Die ihrer Kutikula beraubte Zelle hat starkes Längenwachstum erfahren und sich mehrfach geteilt. Nach MARTENS.

Namentlich an älteren Zellen ist auffallend, daß durch die Ablösung der Kutikula die Zelluloselamelle von der Druckspannung befreit wird, welche von der Kutikula auf sie ausgeübt wurde: die entblößten Zellen strecken sich stark in die Länge und können sogar wachsen und sich teilen, obwohl die embryonale Phase schon lange hinter ihnen liegt (vgl. Fig. 6b).

MARTENS stellte fest, daß die Zelluloselamelle der Tradescantia-Haarzellen eine Dehnbarkeit von 100—150% erreichen kann — Werte, welche weit über das bisher über die Dehnbarkeit der Pflanzenzellhäute Bekannte hinausgeht. Die Membranen sind in der Richtung ihrer Längsachse stärker dehnbar als in der Richtung der Tangente. Weiterhin ist das hohe Maß von Deformierbarkeit zu erwähnen, das MARTENS dann beobachten konnte, wenn die von ihrer Kutikula befreiten

Zellen durch eine enge Passage in das Lumen einer abgestorbenen Nachbarin gleiten.

Nach Bělař (1929) sollen die Durchlässigkeitsverhältnisse der Membranen bei Tradescantia-Haaren bemerkenswert verschieden sein.

* * *

Zum Schluß — nachdem wir die Teile der Zelle besprochen haben — werden einige Mitteilungen über das Verhalten der Zelle als Ganzes und ihre Wachstumserscheinungen am Platze sein.

Zur Beurteilung des Wachstums geben uns die Tradescantia-Haarzellen mit ihren soeben erwähnten Kutikularfalten ungewöhnlich gute Untersuchungsmöglichkeiten. An Tradescantia tritt freilich, soweit meine Erfahrungen reichen, eine Erscheinung nur selten auf, die bei den Staminalhaaren der Tinantia fugax jederzeit beobachtet werden kann: die Zellen wachsen nicht nur in der Richtung ihrer Längsachse heran, sondern betätigen ein schraubiges Wachstum, wie es namentlich von Burgeff (1905) für Phycomyces (Sporangienträger) festgestellt worden ist, und wie es auch bei anderen zu besonderer Breite heranwachsenden Zellen niederer und höherer Pflanzen erkennbar werden kann, und wie es im Pflanzenreich überhaupt eine große Verbreitung haben dürfte. Die Kutikularfalten legen sich, sobald das Schraubenwachstum einsetzt, bald rechts-, bald linkswindend, bald in flache, bald in steile Windungen. Fig. 7 zeigt einige Tinantia-Haarzellen und läßt an ihnen die Drehung erkennen, welche der basale, flaschenbauchartig erweiterte Teil der Zellen erfährt; bei der Mehr-

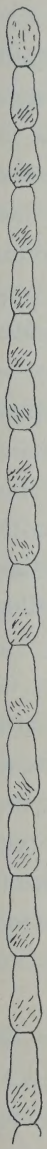


Fig. 7a.

Fig. 7b.

Fig. 7. Schraubiges Wachstum der Zelle; blaue Staubfädenhaare von Tinantia fugax; die Richtung der Schraubenwindungen wechselt (*a*). Schematisiert. — Eine der dargestellten Zellen (*b*) zeigt an ihren beiden Polen schraubige Drehungen verschiedener Richtung. (Original.)

zahl der Zellen steigen die Windungen nach rechts, bei einer geringeren Zahl nach links an. —

Man hat versucht, das Wachstum der Tradescantia-Haarzellen unter dem Mikroskop zu verfolgen und hat einzelne Zellen oder Zellenreihen „explantiert".

Wer von Explantation pflanzlicher Gewebe spricht, erinnert an das Grab, in das gar manche Botaniker ihre Hoffnungen auf Züchtung vegetabilischer Zellen haben sinken sehen. Alle Bemühungen, isolierte Zellen oder kleinste Proben von Pflanzengeweben auf künstlichen Medien zur Entwicklung zu bringen und den Gang ihrer Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse durch planmäßig variierte Versuchsbedingungen in diese oder jene Wege willkürlich zu lenken, haben sich als vergeblich erwiesen. Der Mißerfolg mußte um so mehr überraschen, als die mit tierischem Gewebe arbeitenden Forscher auf so reiche Ergebnisse ihrer Explantationsversuche verweisen können, und als andererseits das Studium der von pflanzlichen Organismen produzierten Wundgewebe und der an ihnen entstehenden Gallen gezeigt hat, zu welchen lebhaften abnormen Wachstumsleistungen und zu welchen mannigfaltigen Differenzierungsprozessen Pflanzenzellen durch Trauma und Galleninfektion gebracht werden können. Auf künstlichem Substrat und nach Zerstörung des natürlichen Gewebeverbandes läßt sich die Totipotenz der Pflanzenzellen zu keinen Wachstums- und Differenzierungsprozessen mehr anregen, und wenn wir von den Beobachtungen Thielmans an isolierten Schließzellen (1925) absehen, sind wir trotz allen Diskussionen und theoretischen Erörterungen (vgl. Miehe 1925; Küster 1925 u. a.) in dem Kapitel der Pflanzengewebezüchtung kaum über das hinausgelangt, was Haberlandt vor dreißig Jahren (1902) bei seinen Kulturversuchen mit isolierten Pflanzenzellen festgestellt hat.

Leichter als Gewebezüchtung gelingt Gewebepflege, d. h. die Aufgabe, in künstlichen Medien isolierte Zellen oder Gewebestücke am Leben zu erhalten und dabei die Bedingungen zu studieren, die für bestimmte Zellen oder Gewebe die Voraussetzung des Lebens bedeuten.

Es wundert uns nicht, daß HABERLANDT, der als erster mit Versuchen der Gewebezüchtung oder Gewebepflege sich befaßt hat, für seine Experimente auch die Staubfadenhaare der Tradescantia virginica sich wählte, die ja so leicht abzulösen und in Teilstücke zu zerlegen sind. In der Tat gelang es ihm, solche in künstlichen Medien überraschend lange am Leben zu erhalten; wenigstens einige Zellen der explantierten Fäden konnte er 26 Tage lang „pflegen"; durch die künstliche Ernährung und durch die Trennung der Zellen von ihrer lebendigen Nachbarschaft war also ihre Lebensdauer weit über die normale verlängert worden; HABERLANDT berichtet weiter, daß die Zellen zu ansehnlichem Wachstum befähigt waren und doppelt so lang und so breit wurden wie normalerweise; auch Dickenwachstum der Membran ließ sich feststellen.

Noch vergänglicher als die Staubfadenhaare sind die Perigonblätter der Tradescantia-Blüten: schon am frühen Nachmittag warmer Blühtage sinken die Perigonblätter zusammen; ihre Zellen verlieren Turgor und Farbe und beginnen sich zu verflüssigen. Wir wissen von KUNKEL (1927), daß sich durch künstliche Pflege die Perianthblätter vieler Pflanzen lange über ihre normale Lebensdauer erhalten lassen; solche Versuche lassen sich auch am Perigon von Tradescantia ausführen. In n/2- und n-KNO_3 und -Rohrzucker kann man Stücke von Perigonblättern, die man in den Vormittagsstunden erschlossenen Blüten entnimmt, drei, vier und fünf Tage am Leben erhalten, während in Wasser, in hypo- und isotonischen Lösungen die Existenzbedingungen für die blauen Zellen des Perigons ungünstiger bleiben. Vielleicht wirkt die Plasmolyse fördernd, weil durch sie die Zellen eine „physiologische Isolierung" erfahren. Auch THIELMAN & BĒRZIŇ (1927) nennen Rohrzuckerlösung als geeignetes Zellenpflegemittel für Tradescantia (Zellen des Mesophylls).

Auch in Paraffinöl bleiben Tradescantia-Haarzellen erstaunlich lange lebendig — nach TELEŻYŃSKI (1930) bis acht Tage lang. —

Die letzten Worte mögen denjenigen Zellen unserer Tradescantia gelten, die in künstlichem Medium ausgezeichnet lebhaftes Wachstum zu betätigen imstande sind — den Pollenkörnern und Pollenschläuchen.

Tradescantia virginica verdient auch in diesem Zusammenhang als ein besonders günstiges Versuchsobjekt genannt zu werden. Die Pollenkörner reifer Antheren keimen in den verschiedensten Medien leicht aus und ertragen auch reines Wasser; ja gerade in diesem ist ihr Wachstum besonders lebhaft, und es scheint, daß bisher keine Zellen bekannt geworden sind, welche durch die Schnelligkeit eines lange anhaltenden Wachstums die Pollenschläuche der Tradescantia virginica überträfen: sie vermögen viele Stunden lang 20 μ in der Minute zu wachsen. Der Satz, daß es auf künstlichen Substraten Schwierigkeiten macht, Pollenschläuche zu der Länge heranwachsen zu lassen, die sie beim natürlichen Geschehen erreichen, hat für Tradescantia keine Gültigkeit.

Literatur.

Andrews, F. M. 1915. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. **56,** 221).

Baranetzky, J. 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien (Bot. Ztg. **38,** 241).

Becker, W. A. 1929. Influence des colorants vitaux sur le caractère de la cinèse somatique (Acta Soc. Bot. Polon. **6,** 214).

— 1930. Über die Vitalfärbung der Zellplatte (Protoplasma **15,** 478).

— 1930. Influence des colorants vitaux sur le caractère de la cinèse somatique II (Acta Soc. Bot. Polon. **7,** 275).

— 1932. Experimentelle Untersuchungen über die Vitalfärbung sich teilender Zellen. Studien über die Zytokinese (Acta Soc. Bot. Polon. **9,** 381).

— 1932. Vitalbeobachtungen über den Einfluß von Methylenblau und Neutralrot auf den Verlauf von Karyo- und Zytokinese (Cytologia **4,** 135).

Behrens, J. 1890. Zur Kenntnis einiger Wachstumsvorgänge in der vegetabilischen Zelle (Botan. Ztg. **48,** 82).

Bělař, K. 1929. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose III. Untersuchungen an den Staubfadenhaarzellen und Blattmeristemzellen von Tradescantia virginica (Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. **10,** 73).

Berthold, G. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Boas, F. & Biechele, O. 1932. Über die Feulgensche Nuklealreaktion bei Pflanzen (Biochem. Zeitschr. **254,** 467).

Burgeff, H 1905. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze II (Flora **108,** 353).

Campbell, D. H. 1888. The staining of living nuclei (Unters. Bot. Inst. Tübingen **2,** 569).

Chambers, R. & Sands, H. C. 1923. A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of Tradescantia virginica L. (Journ. gen. physiol. **5,** 815).

Conard, A. 1926. La figure chromatique dans les tissus cicatriciels de la tige de Tradescantia virginica (C. R. Soc. Biol. Paris **94,** 411).

Conard, A. 1929. Sur la division des cellules des tissus mécaniques de la tige de Tradescantia virginica L. (C. R. Soc. Biol. Paris **102,** 346).

— 1929. Sur la structure et l'origine des noyaux polymorphes et fragmentés de la tige de Tradescantia virginica L. ainsi que sur leur division mitotique dans les tissus cicatricielles (Bull. Acad. R. Belgique).

Darlington, C. D. 1929. Chromosome behaviour and structural hybridity in the Tradescantiae (Journ. of genetics **21,** 207).

Demoor, J. 1894. Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule (Arch. de biol. **13,** 27).

Gaidukov, N. 1906. Über Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskops nach Siedentopf (Ber. d. D. Bot. Ges. **24,** 107).

Gicklhorn, J. 1930. Zur Frage der Lebendbeobachtung und Vitalfärbung von Chromosomen pflanzlicher Zellen (Protopl. **9,** 345).

Göbel, J. K. 1903. Über die Durchlässigkeit der Cuticula (Dissertation). Leipzig.

Guignard, L. 1891. Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules végétales (C. R. Acad. Sc. Paris **112,** 539).

— 1894. Sur l'origine des sphères directrices (Journ. de Bot. **8,** 241).

Haberlandt, G. 1887. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena.

— 1902. Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, **111,** 69).

Heidenhain, M. 1897. Einiges über die sog. Protoplasmaströmungen (Sitzungsber. physik.-mediz. Ges. Würzburg).

Hirsch, P. 1899. Untersuchungen über die Entwicklung der Haare bei den Pflanzen (Dissertation). Berlin.

Hofmeister, B. 1848. Über die Entwicklungsgeschichte des Pollens (Botan. Ztg. **6,** 425).

— 1849. Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig.

— 1861. Neue Beiträge zur Erkenntnis der Embryobildung der Phanerogamen II. Monokotyledonen. Leipzig.

— 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.

Johow, Fr. 1880. Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotyledonen (Dissertation). Bonn.

Kaufmann, B. P. 1926. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle I. Somatic mitoses in Tradescantia pilosa (Americ. Journ. of Bot. **13,** 59).

Kisser, J. 1922. Amitose, Fragmentation und Vakuolisierung pflanzlicher Zellenkerne (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. Abt. I, **131,** 105).

Klemm, P. 1895. Desorganisationserscheinungen der Zelle (Jahrb. f. wiss. Bot. **28,** 627).

Kohl, F. G. 1897. Zur Physiologie des Zellkerns (Bot. Zbl. **72,** 168).

Koller, P. Chr. 1932. Further studies in Tradescantia virginica and Rhoeo discolor (Journ. of genetics **26,** 81).

Kühne, W. 1864. Untersuchungen über Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.

Küster, E. 1907. Über die Beziehungen der Lage des Zellkernes zu Zellenwachstum und Membranbildung (Flora **97,** 1).

— 1928. Das Verhalten pflanzlicher Zellen in vivo und in vitro (Arch. f. exper. Zellforsch. **7,** 28).

— 1929. Beiträge zur zellenphysiologischen Methodik I, II (Protoplasma **5,** 191).

Küster, E. 1932. Protoplasmabewegungen in zentrifugierten Zellen (Ber. Oberhess. Ges.Natur- u. Heilkde. **15,** 194).

— 1933. Untersuchung von Zellsaft und lebendem Protoplasma pflanzlicher Zellen in Paraffinöl (Beiträge zur zellenphysiologischen Methodik III) (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. **50,** 208).

Kunkel, W. 1927. Über die Kultur von Perianthgeweben (Arch. f. exper. Zellforsch. **3,** 405).

Kuwada, Y. & Sakamura, T. 1926. A contribution to the colloid-chemical and morphological study of chromosomes (Protopl. **1,** 239).

— & Sugimoto, T. 1926. On the structure of the chromosomes in Tradescantia virginica (Bot. Mag. Tokyo **40,** 19).

Lundström, A. N. 1879. Jakttagelser of celldelning på lefvande material (Bot. Not. 113).

Mainx, F. 1923. Künstliche Beeinflussung des Kernteilungsvorganges (Ber. d. D. Bot. Ges. **41,** 352).

Martens, P. 1928. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante (Cellule **38,** 67).

— 1931. Phénomènes cuticulaires et phénomènes osmotiques dans les poils staminaux de Tradescantia (Cellule **41,** 15).

— & Chambers, R. 1932. Etudes de microdissection V. Les poils staminaux de Tradescantia (Cellule **41,** 129).

Matruchot, L. & Molliard, M. 1902. Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales (Rev. gén. de Bot. **14,** 463).

Miehe, H. 1901. Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns (Flora **88,** 105).

— 1926. Das Archiplasma. Jena.

Milovidov, P. F. 1932. Einfluß von Wasser hoher Temperatur auf den Kern der Pflanzenzellen im Lichte der Nuklealreaktion (Protoplasma **17,** 32).

Molisch, H. 1929. Die Lebensdauer der Pflanze. Jena.

Mottier, D. M. 1899. The effect of centrifugal force upon the cell (Ann. of Bot. **13,** 333).

Nägeli, C. & Schwendener, S. 1867. Das Mikroskop. Theorie und Anwendung desselben. Leipzig.

Nathansohn, A. 1900. Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. **35,** 48).

Nawaschin, S. 1911. Über eine Art der Chromatindiminution bei Tradescantia virginica (Ber. d. D. Bot. Ges. **29,** 437).

Nebel, B. R. 1932. Chromosome structure. Methods and morphology (Zeitschr. f. Zellforsch. **16,** 251).

Němec, B. 1904. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. **39,** 645).

Neumann, H. 1924. Brownsche Molekularbewegung im Pflanzenreich (Beih. Bot. Zbl. **40,** Abtl. 1, 141).

Pringsheim, N. 1879—1881. Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze (Jahrb. f. wiss. Bot. **12,** 288).

Sakamura, T. A. 1927. Chromosomenforschung an frischem Material (Protoplasma **1,** 537).

Samassa, P. 1898. Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia usw. (Verhandl. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. **6**).

Samejima, R. 1927. Über die durch den elektrischen Strom herbeigeführte Veränderung der Ionen-Konzentration in der Zelle von Tradescantia virginica (Journ. of biophysics **2,** LXXIII).

Sands, H. C. 1923. The structure of the chromosomes in Tradescantia virginica L. (Americ. Journ. of Bot. **10,** 343).

— 1926. A microdissection of the pachytene threads of Tradescantia virginica L. with observations on some aspects of mitosis (Journ. gen. physiol. **9,** 181).

Sax, K. & Anderson, E. 1933. Segmental interchange in chromosomes of Tradescantia (Genetics **18,** 53).

— & Edmonds, H. W. 1933. Development of the male gametophyte in Tradescantia (Bot. Gar. **95,** 156).

Scarth, G. W. 1927. The structural organization of plant protoplasm in the light of micrurgy (Protoplasma **2,** 189).

Schaede, R. 1925. Untersuchungen über Zelle, Kerne und ihre Teilung am lebenden Objekt (Beitr. z. Biol. d. Pfl. **14,** 231).

— 1928. Vergleichende Untersuchungen über Zytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und im fixierten Zustand (Protoplasma **3,** 145).

Schürhoff, P. N. 1915. Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von Ranunculus acer (Jahrb. f. wiss. Bot. **55,** 499).

— 1917. Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von Tradescantia virginica (Jahrb. f. wiss. Bot. **57,** 363).

— 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.

Schultze, M. 1863. Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig.

Seifriz, W. 1931. The structure of protoplasma (Science I, 648).

Shinke, N. & Shigenaga, M. 1933. A histochemical study of plant nuclei in rest and mitosis (Cytologia **4,** 189).

Strasburger, E. 1880. Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus (Bot. Ztg. **38,** 845).

— 1880. Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena.

— 1884. Botanisches Praktikum. Jena.

— 1900. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich (Histolog. Beiträge **6**). Jena.

— 1906. Die Ontogenie der Zelle seit 1875 (Progr. rei botan. **1,** 1).

— 1908. Einiges über Characeen und Amitose (Festschr. f. Wiesner, 24).

Teleżyński, H. 1930. Cycle évolutif du chromosome somatique. I. Observations vitales sur les poils staminaux de Tradescantia virginiana L. (Acta Soc. Bot. Polon. **7,** 381).

Thielman, M. 1925. Über Kulturversuche mit Spaltöffnungszellen (Arch. exp. Zellforsch. **1,** 66).

— & Berziņ, L. 1927. Über den osmotischen Wert kultivierter Pflanzenzellen (Arch. exper. Zellforsch. **4,** 273).

Velten, W. 1873. Bewegung und Bau des Protoplasmas (Flora **56,** 81).

Wada, B. 1930. Anstichversuche an den Zellen der Staubfädenhaare von Tradescantia virginica (Cytologia **1,** 404).

— 1932. Mikrurgische Untersuchungen lebender Zellen in der Teilung I. Die Bildung von Tetraploidkernen, zweikernigen Zellen und anderen abnormen Teilungsbildern (Cytologia **4,** 114).

— 1933. Mikrodissektion der Chromosomen von Tradescantia reflexa (Cytologia **4,** 222).

Weiss, A. 1867. Die Pflanzenhaare. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung derselben. Berlin.

Wildeman, E. de. 1891. Premières recherches au sujet de l'influence de la température sur le marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse du règne végétal (Journ. Soc. R. Sc. méd. et nat. Bruxelles **15,** 3).

Yamaha, G. 1926. Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie (Bot. Mag. Tokyo **40,** 172).

— & Ishii, T. 1933. Über die Wasserstoffionenkonzentration und die isoelektrische Reaktion der pflanzlichen Protoplasten, insbesondere des Zellkernes und der Plastiden (Protoplasma **19,** 194).

Zimmermann, A. 1896. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena.

Sachregister.

Amitosen 14.

Bastarde, strukturelle 20.

Chromomere 20.
Chromonema 19.
Chromosome 9, 20, 21.

Diapedese der Kerne 26.

Explantation 30.

Gewebepflege 30ff.

Karyokinese 16ff., 21, 26ff.
Kernlose Zellen 25.
Kutikula 12, 27ff.

Lebensdauer der Zellen 31.

Meiosis 20.
Membran 27.
Mikromanipulator 8, 24, 26ff.

Nekroseform 12.
Neutralrotfärbungen 22, 25.
non-disjunction 20.
Nukleolus 26.

Pathologie der Zelle 22ff.
Plasmolyse 9ff., 31.
Pollensterilität 20.
Pollenmutterzellen 18ff.
Pollenschläuche 32.
Polfelder 20.
Protoplasma 4ff.

Riesenzellen 27.

Schraubenwachstum 29.
Systrophe 12.

Tetraploidie 25, 27.
Trauma 15, 26.

Vakuolenhüllen 10.
Vitalfärbung 21ff.

Wachstum der Zellen 29ff.

Zellkern 14ff., 16ff., 21, 23, 26.
Zellplatte 22,
Zellteilung 21.
Zentrosom 21.

Genetics
Bot
K Küster, Ernst
Hundert Jahre Tradescantia
Fischer, Jena, 1933
361731

Bot Kuster, Ernst
K Hundert Jahre
Tradescantia

BioMed.

361731